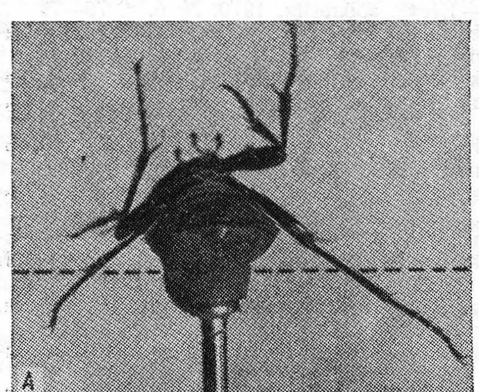
УДК 591.171:595.76

Л. И. Францевич

КИНЕМАТИКА ПЕРЕВОРОТА У ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

1. Координация движений

Введение. Если насекомое, опрокинувшись на спину, не сумеет встать на ноги, оно погибнет. Поэтому каждое свободно живущее насекомое обладает врожденной программой движений переворота. По сравнению с хорошо изученными двигательными программами (ходьба, прыжки, полет, чистка, линька, танатоз, вентиляция) биомеханика и нервное управление переворотом у членистоногих исследованы очень слабо. Описан переворот у мечехвоста при помощи хвостовой иглы (Silvey,



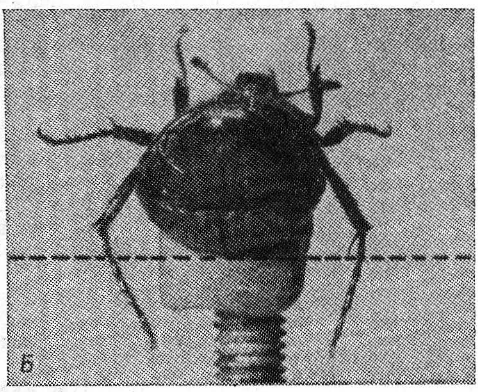


Рис. 1. Поисковые движения у жуков:
А — Carabus coriaceus; Б — Anomala dubia. Пунктир — опорная плоскость, касающаяся спины у лежащего жука.

1973), рефлекторное управление и работа мышц при перевороте у таракана (Camhi, 1977, Sherman a.o., 1977) и жука-навозника (Frantsevich, Mokrushov, 1980), своеобразное передвижение кувырканием у ротоногого рачка (Caldwell, 1979).

Мы покажем, что внешне беспорядочные движения при перевороте стереотипны и целенаправлены, что их координация имеет отличия от координации при ходьбе, что в отдельных таксонах разного ранга существуют модификации основной координационной схемы, которые имеют адаптивное значение. Для сравнительного анализа мы избрали отряд жесткокрылых — ввиду богатства жизненных форм и удобства для наблюдения движений ног, укрепленных на сравнительно жестком корпусе.

Движения жуков фотографировали с помощью лампы-вспышки. Прыжки регистрировали стробоскопической фотосъемкой с частотой 30—100 $с^{-1}$. Техника киносъемки, способы анализа кинограмм, методика хронической регистрации мышечных потенциалов описаны нами и П. А. Мокрушовым ранее (1980). Мы наблюдали 115 видов жуков из 26 семейств.

Движения переворота слагаются из трех последовательных фаз: **поиск, подъем** и **зацеп,** — каждая из которых имеет свою систему контролирующих рефлексов.

Поисковые движения ноги. Поисковые движения запускаются при потере контакта большинства ног с субстратом и характеризуются поочередным перемещением ног в крайнее дорсальное положение. Нет жука, который не мог бы дотянуться лапками до опорной плоскости, которая касается спины. К этому способны даже коротконогие карапузики, афодии, короеды. Большинство же жуков располагает в этом отношении большим запасом достижимого пространства (рис. 1).

Рефлекторный запуск поисковых движений отличается следующими особенностями:

1) направление силы тяжести в отсутствие контакта ног с субстратом не имеет значения. Жуки совершают однотипные движения, когда лежат на спине или приклеены за спину к палочке ногами кверху или ногами книзу. Поэтому в дальнейшем тексте все движения будут определяться только относительно постоянных анатомических структур.

2) сенсорным стимулом, запускающим поиск, является **отсутствие** тактильной стимуляции в определенной фазе шагового цикла или на фоне глубокого опускания бедра.

3) рефлекторные дуги замкнуты в грудных ганглиях, стереотипные поисковые движения возможны у обезглавленного насекомого (Frantsevich, Mokrushov, 1980).

Крайнее дорсальное положение ноги достигается за счет сочетания предельного разгибания голени с предельным подъемом бедра. Это движение сочетается с разгибанием лапки в дорсальную сторону и вращением передних тазиков вперед, а средних и задних назад. Так как конец голени вынесен дорсальнее оси вращения тазика (в отличие от ходьбы), то указанное движение тазика вызывает смещение передней ноги назад, средней и задней ноги — вперед. Точки пространства, в которых жук ищет опору, приближены к середине тела. Противоположные движения возвращают ногу в вентральное положение. Движения в обоих направлениях чередуются.

Координация поисковых движений. Межсуставная координация поисковых движений отличается от координации при ходьбе (таблица).

Одновременно сокращающиеся группы мышц в последовательных суставах ног у жуков

Нога	Группы мышц, действующие в локомоторном состоянии: ходьбы (фаза переноса)	Группы мышц, действующие в локомоторном состоянии: переворота (фаза перемещения в дорсальную сторону)
Передняя	Протракторы тазика Депрессоры вертлуга Экстензор голени	Протракторы **Элеваторы** Экстензор
Средняя	Протракторы Элеваторы Экстензор	**Ретракторы** Элеваторы Экстензор
Задняя	Протракторы Элеваторы Флексор	**Ретракторы** Элеваторы **Экстензор**

Изменение координации должно достигаться за счет переключения фазовых соотношений мышечных групп: мышцы, сокращавшиеся при ходьбе одновременно, во время переворота будут сокращаться в противофазу. Это соображение подтверждается многоканальной электрофизиологической регистрацией мышечных потенциалов в депрессорах и элеваторах вертлуга и в сгибателях и разгибателях голени в задней ноге у навозника *Geotrupes stercorarius* (Frantsevich, Mokrushov, 1980). У медлительных насекомых мы наблюдали прерывистые поисковые движения с несколькими остановками в течение цикла (*Potosia metallica, Onthophagus taurus*) и последовательное выполнение движений в суставах от проксимальных к дистальным во время поискового разгибания и от дистальных к проксимальным во время возвратного движения (*Potosia affinis*).

Частота поисковых циклов у красотела *Calosoma denticolle* такая же, как частота шагов. У жужелицы *Carabus coriaceus* она вдвое выше, а у навозников *Geotrupes* вдвое ниже, чем частота шагания.

Однотипные движения одновременно происходят в передней и задней ноге одной стороны и в средней ноге противоположной стороны тела, т. е. и во время поисковых движений сохраняется «походка в два треножника», характерная для бега. В отличие от жесткой координации движений во время бега по ровной поверхности, координация во время поиска изобилует сбоями и ошибками, видимо, из-за отсутствия механической связи между конечностями через субстрат и ослабления роли проприоцептивных рефлексов.

Во время **симметричного поиска** движения ног с противоположных сторон тела одинаковы, но смещены на полпериода относительно друг

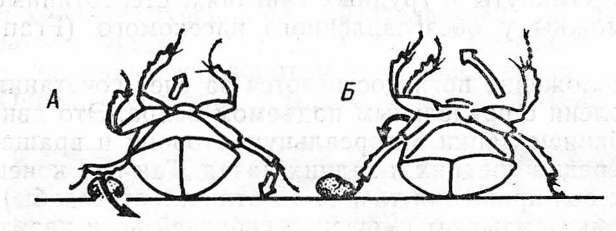


Рис. 2. Рефлексы подъема (*А*) и зацепа (*Б*) у *Geotrupes*. Черные стрелки — направления движений члеников ног, светлые — направление крена тела.

друга. Этот способ координации мы наблюдали у 24% обследованных видов. Из него, как из исходного, могут быть выведены остальные способы переворота.

Модификации симметричного поиска. У коротконогих жуков с выпуклым телом нередко можно наблюдать, что передние ноги (у карапузиков, многих навозников, бронзовок, водолюба *Hydrophilus caraboides*, долгоносиков *Larinus obtusus*, всего 13 видов) или задние ноги (у листоедов подсем. Cryptocephalinae, Chrysomelinae, долгоносика *Furcipes rectirostris*) не достигают до земли и не могут поэтому принять эффективного участия в перевороте. При этом передние ноги обычно сохраняют кинематику ходьбы (*Dorcus parallelopipedus, Geotrupes stercorarius, G. stercorosus, Ips typographus*). причем у *Geotrupes* или *Ips* шаги передних ног происходят с двойной частотой относительно движений средних и задних ног и плохо с ними координированы (Frantsevich, Mokrushov, 1980). Задние ноги, не участвующие в перевороте, согнуты в вентральное положение и слабо шевелятся. Вертячки при поиске субстрата пользуются только передними ногами.

Подъем и диагональный поиск. У жука, закрепленного за спину на палочке, ноги не достигают субстрата, и поисковые движения продолжаются до изнеможения. Если подставить для одной из ног опору, которая коснется дорсальной стороны голени, то нога выключается из общего ритма движений и, оставаясь в предельно разогнутом состоянии, давит на опору (рис. 2*А*). Смысл этого рефлекса заключается в том, что у жука, лежащего на земле, нога, нашедшая опору, за которую нельзя зацепиться, отталкивается от нее и поднимает тело со своей стороны. Противоположная сторона тела опускается, ноги приближаются к земле, и возможности зацепиться за субстрат с противоположной стороны улучшаются.

Вероятно, этот рефлекс лежит в основе стереотипной для большинства жуков (56 видов) координационной схемы **диагонального поиска:** одна из длинных задних ног первой касается субстрата и приобретает опорную роль. Опорная задняя нога фиксируется в крайнем дорсальном положении или совершает вблизи него ритмические движения малой амплитуды. Ноги противоположной стороны тела, в особенности передняя и средняя, производят интенсивные поисковые движения. Передняя и средняя ноги опорной стороны, а нередко и задняя нога с противоположной стороны не участвуют в поиске, согнуты и опущены в вентральное положение и зачастую только слабо шевелятся. Диагональный поиск часто сопровождается поворотом переднегруди и головы в сторону, противоположную опорной, антенна с опущенной стороны ощупывает суб-

страт (рис. 3). На гладкой поверхности, где не за что зацепиться коготкам, после нескольких безуспешных циклов движений опорная функция передается противоположной стороне тела.

В опорном состоянии нога управляется особой системой рефлексов. Медляку *Gnaptor spinimanus* мы подставляли к опорной ноге субстрат

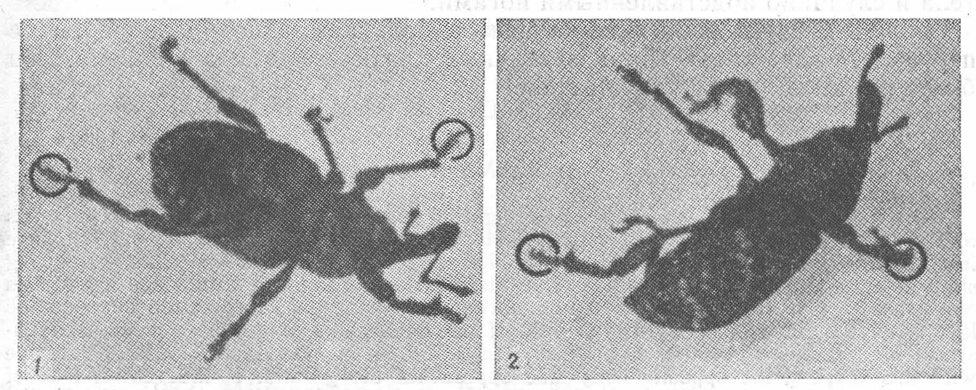


Рис. 3. Диагональный поиск и кувырок у *Mylobius abietis*. Опорные конечности отмечены кружками.

для зацепления — ватный тампон. Однако жук использовал его только для усиления опорного движения; характерное для зацепления движение переворота (см. ниже) не возникало.

В наиболее чистой форме диагональный поиск наблюдался у узкотелых жужелиц, чернотелок, усачей, рогачей, долгоносиков, хотя боль-

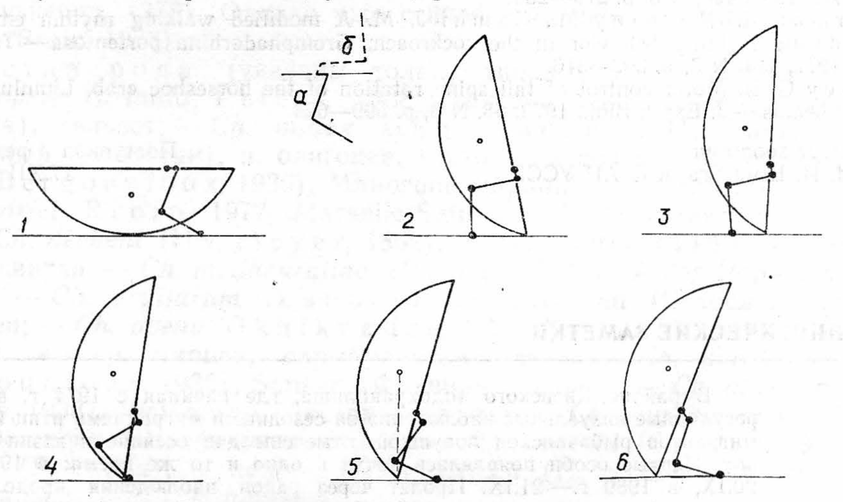


Рис. 4. Плоская модель движений симметричного зацепа: *1—6* — последовательные фазы; точка внутри сегмента — положение центра тяжести; *а* — начальное положение ноги; *б* — конечное; *5* — метастабильное положение модели.

шинство из них способно и к симметричному поиску. Движения переворота, описанные у таракана *Gromphadorhina portentosa* (Camhi, 1977), также относятся к диагональному типу.

Мертвоеды *Silpha obscura, Necrophorus vespilloides,* жужелица *Zabrus blapoides,* чернотелка *Opatrum sabulosum,* рогач *Dorcus parallelopipedus,* кравчик *Lethrus apterus* нередко используют в качестве опорной среднюю, а не заднюю ногу (полудиагональный поиск).

Зацеп. Рефлекс, противоположный опорному, включается в противоположной ситуации, когда полностью разогнутая нога касается субстрата не дорсальной, а вентральной стороной лапки и может зацепиться коготками (рис. 2, *Б*). Немедленно совершаются движения, противопо-

ложные поисковым: голень сгибается, бедро опускается, передний тазик вращается назад, задний или средний — вперед. При закрепленных коготках эти движения переворачивают жука (рис. 4). Жуку достаточно зацепиться одной ногой, чтобы перевернуться. Во время собственно переворота жук дополнительно опирается на землю одной — двумя точками тела и случайно подставленными ногами.

Среди жесткокрылых наблюдается большое разнообразие приемов переворота за счет сочетания различных способов подъема и зацепа. Они будут описаны в следующей статье.

SUMMARY

Each beetle has an innate ability to righting movements. The righting act consists of three phases: the search, the rising, and the clinging. The search begins with the lost of substrate contact in most of legs. The search is recognized by alternating leg shifts to the extreme dorsad position. The intermuscle coordination within one leg differs in certain aspects from the coordination during the walk; the coordination between the legs resembles the alternating tripod gait. If the dorsal side of a tibia touches the substrate, the leg ceases to move rhythmically, acquiring the supporting role. Lifting one side with this support, the opposite body side approaches the ground. If the ventral side of a tarsus touches the substrate, and the claws cling, the leg moves oppositely to the searching phase, thus righting the beetle.

Caldwell R. L. A unique form of locomotion in a stomatopod — backward somersaulting.— Nature, 1979, **282**, N 5734, p. 71—73.

Camhi J. M. Behavioral switching in cockroaches: transformation of tactile reflexes during righting behavior.— J. Compar. Physiol., 1977, **113**, N 3, p. 283—301.

Frantsevich L. I., Mokrushov P. A. Turning and righting in Geotrupes.— Там же, 1980, **136**, N 3, p. 279—289.

Sherman E. Novotny M., Camhi J. M. A modified walking rhythm employed during righting behavior in the cockroach, Gromphadorhina portentosa.— Там же, 1977, **113**, N 3, p. 303—316.

Silvey G. E. Motor control of tail spine rotation of the horseshoe crab, Limulus polyphemus.— J. Exptl. Biol., 1973, **58**, N 3, p. 599—626.

Институт зоологии
им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Поступила в редакцию
17.XII 1980 г.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

В районе Киевского водохранилища, где начиная с 1974 г. ведутся регулярные визуальные наблюдения за сезонными миграциями птиц и отлов мигрантов рыбачинской ловушкой, отмечены две осенние инвазии кедровок. Первые особи появлялись почти в одно и то же время: в 1977 г.— 20.IX, в 1980 г.— 21.IX. Пролет через район наблюдения продолжался около месяца — последние особи были зарегистрированы соответственно 15.X и 23.X. Вторая инвазия была не только более продолжительной, но и более массовой: учтено 153 особи (10 отловлено), при первой учтена 61 (2 отловлены). Птицы перемещались вдоль берега водохранилища в южном направлении на незначительной высоте (3—50 м) группами из 2—15 птиц.

В весеннее время после залетов возвращающиеся кедровки не наблюдались.

Ранее, в 1971 г., также отмечали залет кедровок. Он был намного массовее последующих — кедровки буквально наводнили леса. Только во время двух экскурсий (10 и 13.X) в районе будущего стационара было отмечено 62 мигрирующие птицы.

На основании полученного материала (2 особи в 1977 г. и 12 особей в 1980 г.) и обработки 7 тушек из фондов музея Института зоологии АН УССР можно сделать вывод, что все птицы, участвовавшие в инвазиях 1971, 1977 и 1980 гг., были молодыми и относились к сибирскому подвиду — *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm. — А. М. Полуда, А. Д. Макаренко, Г. В. Фесенко. (Институт зоологии АН УССР).